

# Papel de los factores bióticos y las sequías en el decaimiento del bosque: aportaciones desde la dendroecología

G. Sangüesa-Barreda<sup>1\*</sup>, J.J. Camarero<sup>1</sup>, J.C. Linares<sup>2</sup>, R. Hernández<sup>3</sup>, J. Oliva<sup>4</sup>, A. Gazol<sup>1</sup>, E. González de Andrés<sup>5</sup>, F. Montes<sup>6</sup>, A. García-Martín<sup>7,8</sup>, J. de la Riva<sup>8,9</sup>

(1) Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC). Avda. Montañana 1005, Apdo. 202, 50192 Zaragoza. España.

(2) Departamento de Sistemas Físicos, Químicos y Naturales, Universidad Pablo de Olavide, Ctra. Utrera km. 1, 41002 Sevilla. España.

(3) Laboratorio de Sanidad Forestal, Servicio Provincial de Agricultura, Ganadería y Medio Ambiente de Teruel, Dpto. Agricultura, Ganadería y Medio Ambiente, Gob. Aragón, C/Agustín Planas Sancho 10, 44400 Mora de Rubielos, Teruel, España.

Planas Sancho 10, 44400 Mora de Rubielos, Teruel, España.

(4) Department of Forest Mycology and Plant Pathology, Swedish University of Agricultural Sciences, Box 7026, S-750 07 Uppsala, Sweden.

(5) Departamento de Ciencias del Medio Natural, Universidad Pública de Navarra, Campus Arrosadía S/N, E-31006 Pamplona, España.

(6) Centre for Forest Research, INIA. Ctra. A Coruña, km 7.5, 28040 Madrid, España.

(7) Centro Universitario de la Defensa de Zaragoza, Academia General Militar, Ctra. de Huesca, s/n, 50090 Zaragoza, España.

(8) Grupo GEOFOREST – Instituto Universitario de Ciencias Ambientales (IUCA), Universidad de Zaragoza, España.

(9) Departamento de Geografía y Ordenación del Territorio, Universidad de Zaragoza, C/Pedro Cerbuna, 12, 50009 Zaragoza, España.

\* Autor de correspondencia: G. Sangüesa-Barreda [[gsanguesa@ipe.csic.es](mailto:gsanguesa@ipe.csic.es)]

> Recibido el 24 de febrero de 2015 - Aceptado el 15 de junio de 2015

**Sangüesa-Barreda, G., Camarero, J.J., Linares, J.C., Hernández, R., Oliva, J., Gazol, A., et al. 2015. Papel de los factores bióticos y las sequías en el decaimiento del bosque: aportaciones desde la dendroecología. *Ecosistemas* 24(2): 15-23. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-2.03.**

El aumento de la mortalidad y la pérdida de vitalidad de los bosques son procesos que afectan a diversas especies de árboles y biomas. Estos fenómenos de decaimiento forestal se han asociado a la interacción de múltiples factores relacionados con el cambio global, como el aumento de las sequías o la mayor incidencia de factores bióticos que generan estrés. Sin embargo, el papel que juegan estos organismos en el decaimiento del bosque en relación a la sequía no está del todo comprendido. En este trabajo caracterizamos retrospectivamente los efectos que ejercen dichos organismos sobre el crecimiento radial de árboles estresados por sequía utilizando dendrocronología. El efecto combinado del muérdago y las sequías reducen el crecimiento del pino silvestre y aumentan la defoliación, siendo estos efectos más evidentes en el ápice del árbol. La procesionaria induce pérdidas de crecimiento en pino laricio, pero en general se observa una recuperación dos años después. No encontramos un papel determinante de los hongos patógenos de raíz en el decaimiento del abeto. Finalmente, pinos carrasco muertos que presentaban ataques de insectos perforadores mostraron patrones de crecimiento similares a pinos vivos. Este estudio nos permite caracterizar algunos de los complejos y múltiples efectos de diferentes factores bióticos de estrés sobre el crecimiento y la vulnerabilidad de los bosques susceptibles a los efectos negativos de las sequías.

**Palabras clave:** cambio global; estrés; hongos de raíz; insectos perforadores; muérdago; procesionaria del pino

**Sangüesa-Barreda, G., Camarero, J.J., Linares, J.C., Hernández, R., Oliva, J., Gazol, A., et al. 2015. Role of biotic factors and droughts in the forest decline: contributions from dendroecology. *Ecosistemas* 24(2): 15-23. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-2.03.**

Increasing mortality and decline of forests are affecting several tree species and biomes. These events of forest decline have been related to the interaction of several global change elements, like the increase in drought stress or a higher incidence of biotic stress factors. However, the roles played by biotic stressors have been scarcely explored as related to drought stress. In this paper we retrospectively characterize the effects of these organisms on radial growth of trees already stressed by drought using dendrochronology. The combined effect of mistletoe and droughts reduce tree growth in Scots pine and increase defoliation, being these effects more noticeable in the apex. The pine processionary moth induces growth losses in the affected stands of black pine, but they usually recover two years after the outbreak. We did not find a determinate role of root pathogens on silver fir dieback. Finally, dead Aleppo pine trees infested by bark beetles showed similar growth patterns than living pine trees. This study allows characterizing some of the complex and multiple effects of different biotic stressors on growth and vulnerability of forests subjected to the negative effects exerted by droughts.

**Key words:** global change; stress; root pathogens; bark beetles; mistletoe; pine processionary moth

## Introducción

Los eventos repentinos de mortalidad y pérdida de vitalidad conocidos colectivamente como decaimiento del bosque (Manion, 1991) afectan a todos los biomas del mundo (Allen et al. 2010). Los efectos son dispares, en función de los factores de estrés desencadenantes y de las características del bosque, modificando la estructura, dinámica y funcionamiento de las especies de árboles afectadas. Además de alterar los servicios ecosistémicos que pro-

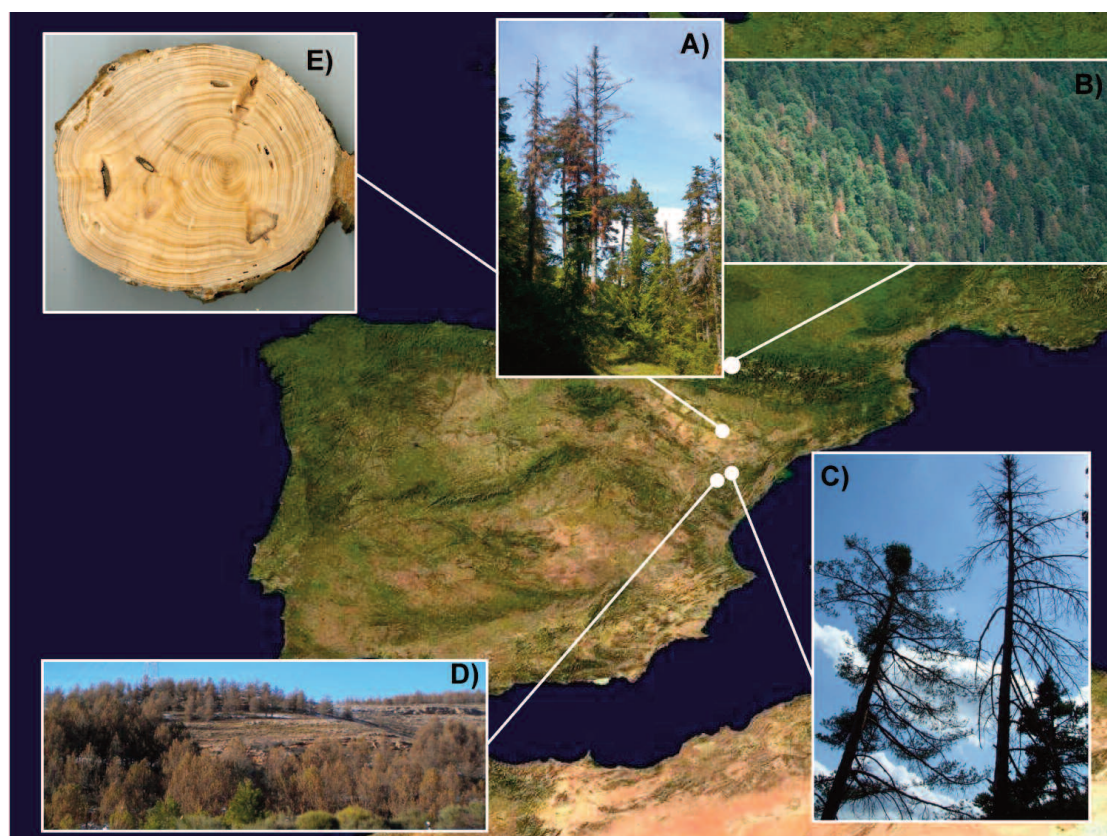
veen los bosques con posibles implicaciones en las retroalimentaciones atmósfera-clima-biosfera a escalas local y regional (Bonan 2008). Estos fenómenos de decaimiento del bosque son el resultado de la interacción de múltiples motores del cambio global, como son el aumento de sequías asociado al calentamiento climático, el abandono de los usos tradicionales en bosques intensamente explotados en el pasado o el incremento de la incidencia o abundancia de especies patógenas como plantas hemiparásitas, insectos (defoliadores o perforadores) y hongos patógenos (Ayres y Lombardero 2000).

De todos los factores implicados en el decaimiento del bosque, las sequías están entre los mejor caracterizados (Adams et al. 2009; Cailleret et al. 2014; Camarero et al. 2011, 2015). Sin embargo, existen muchas cuestiones por resolver sobre el papel e importancia del resto de factores involucrados, especialmente en relación a los efectos de otros organismos que generan estrés al árbol sobre su crecimiento y vigor tras sequías. En este sentido, los factores bióticos de estrés están entre los menos estudiados debido a su gran complejidad, ubicuidad (caso de los hongos) y variabilidad entre especies de árboles y tipos de bosques. Además, las dinámicas poblacionales de estos patógenos están a menudo condicionadas por el clima con lo que el aumento pronosticado de las temperaturas podría aumentar su expansión e incidencia (Hódar et al. 2003; Bentz et al. 2010). Finalmente, las relaciones entre los agentes bióticos y las especies de árboles huésped pueden ser complejas, ya que el cambio climático podría alterar las relaciones organismo-árbol por ejemplo aumentando el estrés debido a déficit hídrico o a temperaturas elevadas, con importantes implicaciones para el crecimiento, vitalidad y longevidad de los árboles afectados (Ayes y Lombardero 2000).

Existen multitud de cuestiones abiertas vinculadas con el papel de especies que generan estrés en los fenómenos de decaimiento del bosque tales como: (i) la interacción de los agentes bióticos y las sequías como factores multiplicativos de estrés, (ii) el papel jugado por los factores bióticos en el decaimiento de algunos bosques, (iii) las respuestas a largo plazo en términos de vigor, crecimiento y funcionamiento (p.ej., eficiencia del uso del agua) de los árboles a la interacción de factores bióticos y abióticos (sequía) de estrés. Por ejemplo, algunos estudios han observado cómo el muérdago predispone al estrés posterior inducido

por sequías sobre los árboles (Dobbertin y Rigling 2006; Sangüesa-Barreda et al. 2013). En el caso de la procesionaria del pino las defoliaciones severas disminuyen la cobertura forestal y ocasionan pérdidas notables de crecimiento (Sangüesa-Barreda et al. 2014). En el caso de hongos patógenos de raíz, el uso pasado del bosque puede favorecer su posterior expansión a partir de tocones afectando a árboles que ahora pueden ser más vulnerables debido a sequías recientes (Oliva y Colinas 2007; Oliva et al. 2014; Linares et al. 2010). También se ha relacionado el aumento de la frecuencia e intensidad de las sequías con una mayor mortalidad en pinos afectados por insectos perforadores de madera (Dobbertin et al. 2007). Todos estos estudios resaltan la importancia de la interacción de distintos factores bióticos de estrés con las sequías como desencadenantes del decaimiento del bosque, así como la necesidad de nuevos estudios que cuantifiquen la contribución de estos organismos.

Para afrontar estas cuestiones analizamos cuatro casos de estudio en bosques dominados por distintas especies de árboles afectados por diferentes estresores bióticos: pino silvestre - muérdago (*Pinus sylvestris* L. - *Viscum album* L.), pino laricio - procesionaria del pino (*Pinus nigra* Arnold. - *Thaumetopoea pityocampa* Den y Schiff.), abeto - hongos patógenos de raíz (*Abies alba* Mill.- especies de los géneros *Heterobasidion* y *Amylostereum*) y pino carrasco - escolítidos (*Pinus halepensis* Mill.- especies de los géneros *Tomicus* y *Orthotomicus*) (Fig. 1). Utilizamos la dendrocronología para evaluar retrospectivamente el crecimiento radial en relación a los cambios de vigor de los árboles en escalas temporales que abarcan las últimas cinco décadas. El presente trabajo pretende aportar información que permita evaluar la vulnerabilidad presente y futura de los bosques frente al cambio global.



**Figura 1.** Fenómenos de decaimiento del bosque caracterizados por tasas elevadas de defoliación y mortalidad en los que se han estudiado distintos factores bióticos implicados y su interacción con sequías en el NE de España: a-b) abetares de *Abies alba* en Ordesa, (Pirineo), c) bosques de *Pinus sylvestris* con muérdago en la Sierra de Gúdar (Sistema Ibérico), d) defoliaciones causadas por procesionaria en bosques de *Pinus nigra* de la Sierra de Gúdar (Teruel) y e) mortalidad en repoblaciones de *Pinus halepensis* infestadas por insectos perforadores (Valle del Ebro).

**Figure 1.** Dieback events characterized by high defoliation and mortality rates affecting different forests where we have studied implicated biotic factors and how they relate to droughts: a-b) Pyrenean *Abies alba* forests in Ordesa, c) *Pinus sylvestris* forests with mistletoe in Sierra de Gúdar (Iberian System), d) defoliations caused by pine processionary moth in *Pinus nigra* forests also in Sierra de Gúdar and e) mortality in plantations of *Pinus halepensis* infested by bark beetles (Middle Ebro Basin).

## Material y métodos

### Sitios de estudio y clima

A lo largo de los años 2008-2012 seleccionamos distintos bosques situados en Aragón, NE de España ([Fig. 1](#)), donde existen abundantes ejemplares de árboles muertos o con baja frondosidad de la copa en respuesta a sequías recientes (p. ej., 1985-1986, 1994-1995, 2005, 2012) y donde poblaciones afectadas (p. ej., abundantes árboles con matas de muérdago o colonias de procesionaria causando defoliaciones) o con indicios de la incidencia de factores bióticos de estrés (p. ej. galerías de insectos defoliadores o cuerpos fructíferos de hongos) potencialmente involucrados en episodios de decaimiento, aunque sea de forma secundaria u oportunista.

En el caso del muérdago y la procesionaria, seleccionamos bosques de *P. sylvestris* y *P. nigra*, respectivamente, situados en el Sistema Ibérico ([Tabla 1](#)). En estos dos casos, la vegetación dominante está acompañada por *Juniperus sabina* L., *Juniperus communis* L., *Berberis vulgaris* L. y *Genista scorpius* L. Los suelos son básicos y formados sobre rocas calcáreas. El clima en ambas áreas de estudio es mediterráneo con influencia continental, siendo la temperatura media anual de 9.4° C y la precipitación anual de 670 mm. En el caso de los bosques afectados por procesionaria la temperatura media anual es de 12.0° C y la precipitación anual es de 434 mm.

En el caso de los hongos patógenos de raíz, seleccionamos dos abetares pirenaicos caracterizados por elevadas tasas de defoliación y mortalidad ([Camarero et al. 2011](#)). Los dos abetares estudiados están situados en zonas de suelos profundos y básicos, formando masas mixtas con haya (*Fagus sylvatica* L.) o pino silvestre. El sotobosque está dominado por boj (*Buxus sempervirens* L.). Seleccionamos un sitio con síntomas de decaimiento y talado intensivamente en el pasado (Paco Ezpela), como indicaban la abundancia de tocones y los datos dendrocronológicos (ver [Camarero et al. 2011](#)) y un sitio no gestionado durante al menos los últimos 50 años y bien conservado situado en el Parque Nacional de "Ordesa y Monte Perdido" (Cotatuero). Según los datos climáticos cercanos a las áreas de estudio el clima es continental, con temperatura media anual de 10.7° C y una precipitación anual que varía entre 1153 mm (Paco Ezpela) y 1326 mm (Cotatuero).

Por último, en el caso de los insectos perforadores, seleccionamos repoblaciones de *P. halepensis* localizadas en Zaragoza con abundantes individuos muertos mostrando signos de ataques recientes (galerías en la corteza) de distintas especies de escolí-

tidos. En esta zona el clima es mediterráneo de tipo semi-árido ya que la temperatura media anual es de 14.8° C y la precipitación anual de 325 mm.

En todos los casos de estudio se definieron años secos y húmedos como aquellos con mayores y menores valores acumulados de déficit hídrico de los últimos 50 años usando una modificación del método de Thornthwaite. Para ello se utilizaron datos de temperatura y precipitación mensuales, y datos de la capacidad de retención de suelos (ver más detalles en [Sangüesa-Barreda et al. 2013](#)).

### Muestreo de campo

En el caso del muérdago, determinamos el grado de abundancia de la especie a nivel de árbol usando una clasificación modificada de tres valores basada en la establecida originalmente por [Hawthornthwaite \(1977\)](#). Para ello, dividimos la copa del árbol en tres secciones verticales similares y cada uno de los tercios se clasificó como 0 (ausencia de muérdago), 1 (presencia de muérdago) o 2 (muérdago abundante). Por último, la abundancia total de muérdago o grado de infección se obtuvo sumando los valores de cada uno de los tercios. Posteriormente los valores se agruparon en tres clases de abundancia de muérdago para estimar el grado de infección: árboles sin muérdago, infección moderada con presencia de muérdago en uno o dos tercios de la copa y árboles fuertemente infestados con presencia de muérdago en toda la copa ([Dobbertin 2005](#); [Sangüesa-Barreda et al. 2013](#)). Además, determinamos visualmente la frondosidad de cada uno de los árboles muestreados con una precisión del 5 % ([Schomaker et al. 2007](#)). Dado que las estimaciones varían entre los observadores y los sitios, los datos fueron siempre tomados por el primer autor, quien comparaba cada uno de los árboles con un árbol de referencia con el máximo de frondosidad (100 %) en cada uno de los sitios. Esta metodología ha sido utilizada en trabajos previos de nuestro equipo ([Sangüesa-Barreda et al. 2012, 2013, 2015](#); [Camarero et al. 2015](#)).

En el caso de la procesionaria del pino las defoliaciones fueron anualmente registradas al final de cada invierno por el Laboratorio de Sanidad Forestal del Gobierno de Aragón (Mora de Rubielos, Teruel) entre 1970 y 2012. Para ello se usó una escala visual de daños a escala de bosque de seis clases establecida por [Montoya y Hernández \(1998\)](#). Para simplificar los análisis, reclassificamos la escala de daños en tres grados de defoliación: sin daños en los árboles con algunos bolsones de procesionaria pero sin defoliaciones

**Tabla 1.** Características de los sitios de muestreo y de cada uno de los agentes bióticos de estrés estudiados.

**Table 1.** Characteristics of the sampling sites and the studied biotic stressors

Factor biótico	Especie de árbol afectada	Sitio	UTM (X)	UTM (Y)	Altitud (m.s.n.m.)	Orientación	Pendiente (°)	No. De árboles muestreados
Muérdago	<i>Pinus sylvestris</i>	Puerto de Gúdar	697761	4471861	1585	SW	0	40
		Fuen Narices	693603	4465003	1098	NE	13	12
		Masía Peñarroya	696212	4465673	1543	E	13	11
Procesionaria	<i>Pinus nigra</i>	Alto de Mora	693991	4463069	1564	E	13	12
		Las Roquetas	694833	4465555	1308	E	16	12
		Cotatuero	742359	4726373	1450	S-SW	34	59
Hongos patógenos de raíces	<i>Abies alba</i>	Paco Ezpela	677961	4734366	1170	N-NE	27	45
Insectos perforadores	<i>Pinus halepensis</i>	Puerto Venecia	676248	4609166	269	S	0	116



en las copas (grado de defoliación bajo), defoliaciones parciales o moderadas, principalmente afectando el borde del bosque y árboles aislados (grado de defoliación medio), y defoliaciones severas afectando a todo el conjunto del bosque (grado de defoliación severo; Sangüesa-Barreda et al. 2014).

En el caso de los hongos patógenos de raíz extrajimos testigos de madera en raíces o tronco (a 1.3 m) de abetos con el fin de detectar su presencia. Estudios previos del decaimiento del abeto han detectado la presencia de especies de hongos patógenos de raíz de los géneros *Armillaria* y *Heterobasidion* (Oliva y Colinas 2007, 2010). En este estudio tomamos dos testigos por árbol de la base y de las raíces gruesas para evaluar la presencia de estos hongos. En total muestreamos 30 árboles en Cotatuero y 45 en Paco Ezpela con niveles de defoliación contrastados (consideramos árboles no decaídos o decaídos aquellos con frondosidad >50 % o ≤ 50 %, respectivamente; ver Camarero et al. 2015). Los testigos de madera fueron almacenados en tubos de plástico estériles y posteriormente colocados en un extracto donde fueron incubados a 20-22° C en la oscuridad y observados semanalmente durante tres meses. Las colonias de hongos resultantes se trasladaron a placas de malta agar. Posteriormente, extrajimos el ADN de los hongos aislados para su identificación (ver más detalles en Camarero et al. 2015; Sangüesa-Barreda et al. 2015).

### Métodos dendrocronológicos

Se realizaron muestreos dendrocronológicos en cada uno de los sitios de estudio (Fritts 2001). Para ello, se extrajeron dos testigos de madera a 1.3 m para cada uno de los árboles muestreados usando una barrena Pressler (Tabla 2). En el caso del muérdago se obtuvieron rodajas de 40 individuos de *P. sylvestris* con diferentes grados de infección (sin muérdago, n=20; moderadamente infestados, n=10; severamente infestados, n=10) a dos alturas diferentes: ápice (0.5-1 m desde el ápice del árbol) y 1.3 m. En el sitio afectado por la procesionaria se muestrearon individuos de *P. nigra* propensos a las defoliaciones, es decir situados en bordes de bosques con ataques recurrentes (Montoya y Hernández 1998; Sangüesa-Barreda et al. 2014). En el caso de *Abies alba* y hongos patógenos de

raíz, muestreamos aleatoriamente individuos con frondosidad de la copa contrastada. Por último, en el sitio de los insectos perforadores recolectamos rodajas y testigos de madera de individuos muertos con o sin ataques de insectos perforadores y de individuos sanos no atacados, respectivamente. En el caso de los individuos muertos, identificamos la especie atacante por la forma y grosor de las galerías de la corteza (Muñoz et al. 2011).

En todos los casos, los anillos de crecimiento fueron medidos con una precisión de 0.01 mm usando una lupa y un medidor semi-automático LINTAB (Rinntech, Alemania). Las dataciones de los anillos de crecimiento, según su año de formación, fueron chequeadas usando el programa COFECHA (Holmes 1983). La edad de los árboles a 1.3 m fue estimada mediante el conteo de los anillos en los testigos de madera de los árboles vivos más viejos y usando un localizador geométrico de la médula. El incremento de área basal (en adelante IAB) fue calculado a través de las medidas de la anchura del anillo como la diferencia entre secciones consecutivas de área basal (AB) estimadas para los años  $t+1$  y  $t$  como:

$$(1) \quad IAB_{t+1} = AB_{t+1} - AB_t = [\pi((LC_t + AA_{t+1}))^2 - (LC_t)^2]$$

donde  $LC$  es la longitud del testigo y  $AA$  es la anchura del anillo.

Se compararon visualmente los valores de IAB en árboles de *Pinus sylvestris* con diferente abundancia de muérdago y a distintas alturas (1.3 m y ápice). En el caso de la procesionaria, determinamos pérdidas de IAB en árboles de *Pinus nigra* en respuesta a defoliaciones de procesionaria de distinta intensidad. En el caso de *Abies alba*, comparamos visualmente los valores de IAB de abetos asintomáticos y sintomáticos (defoliación) frente a individuos con presencia de hongos patógenos primarios (*Heterobasidion* sp.) y secundarios (*Amylostereum chailletii*), en los dos sitios de estudio. Por último, se compararon visualmente los valores de IAB de árboles de *Pinus halepensis* no infestados y vivos, árboles muertos sin ataques de escolitidos, e individuos muertos que presentaban abundantes galerías debidas a ataques de insectos perforadores (*Tomicus* y *Orthotomicus*).

**Tabla 2.** Características de los árboles muestreados en cada uno de los casos de estudio. En el caso de estudio de los patógenos del abeto, se definieron árboles no decaídos y decaídos como aquellos con frondosidad menor e igual o mayor del 50 % de la copa, respectivamente. Se muestran los valores medios ± error estándar. Letras diferentes muestran diferencias significativas dentro de cada caso de estudio ( $P < 0.05$ ; tests de Mann-Whitney).

**Table 2.** Characteristics of sampled trees of each study case. In the case of silver fir pathogens, we defined non-declining and declining trees as those with crown cover less or equal and higher than 50 %, respectively. Mean values ± standard errors are shown. Different letters show significant differences within each study case ( $P < 0.05$ ; Mann-Whitney tests).

Factor biótico		Sitio	Tipo de árbol	No. árboles (No. radios)	Diámetro a 1.3 m ± ES (cm)	Edad (años)	Frondosidad (%)
Muérdago	Puerto de Gúdar	Sin muérdago		20 (40)	24.2 ± 0.5	66 ± 3a	95.5 ± 2.0a
		Moderadamente infestado		10 (20)	23.0 ± 1.0	66 ± 3a	66.9 ± 6.2b
		Severamente infestado		10 (20)	24.6 ± 0.9	78 ± 2b	66.2 ± 5.7b
Procesionaria		Fuen Narices		12 (24)	40.0 ± 1.6	54 ± 6	
		Masía Peñarroya		11 (22)	41.9 ± 0.9	118 ± 3	
		Alto de Mora		12 (24)	33.3 ± 1.4	126 ± 7	
		Las Roquetas		12 (24)	36.6 ± 1.4	108 ± 13	
Hongos patógenos de raíz	Cotatuero	No decaído		26 (49)	44.8 ± 3.4	115 ± 4	96.1 ± .8 b
		Decaído		33 (57)	45.3 ± 1.9	115 ± 11	16.8 ± 3.2 a
	Paco Ezpela	No decaído		16 (30)	40.3 ± 1.8b	90 ± 4	86.6 ± 2.6 b
		Decaído		29 (52)	34.2 ± 1.2a	92 ± 3	19.3 ± 3.8 a
Insectos perforadores	Puerto Venecia	Muerto con <i>Orthotomicus</i> sp.		32 (66)	13.8 ± 0.5 a	46 ± 1	
		Muerto con <i>Tomicus</i> sp.		29 (58)	14.4 ± 0.6 ab	51 ± 1	
		No infestado		49 (85)	19.5 ± 0.6 b	55 ± 1	
		Muerto sin ataques		6 (11)	17.1 ± 5.6 ab	45 ± 1	

## Resultados

### Efectos de la sequía y el muérdago sobre el crecimiento radial del pino silvestre

Los árboles de *Pinus sylvestris* sin muérdago eran más frondosos que los infestados (Tabla 2). Además, la edad de los árboles sin muérdago o moderadamente infestados fue menor a la de los árboles severamente infestados. Los árboles sin muérdago mostraron mayor crecimiento (IAB) que los árboles infestados por muérdago, pero estas divergencias fueron más notables en el año 2001, siete años después de una sequía severa, y se apreciaron mejor en el ápice que a 1.3 m (Fig. 2). Durante los tres años más recientes, los árboles sin muérdago mostraron valores de IAB en el ápice que fueron más del doble que los de árboles muy infestados.

### Patrones temporales de crecimiento radial como resultado de defoliaciones por procesionaria

Observamos un descenso de IAB en *Pinus nigra* tras años con moderadas o severas defoliaciones causada por la procesionaria (Fig. 3). Los efectos fueron muy variables entre sitios, pero en promedio los árboles más afectados necesitaron entre dos y cuatro años para recuperar valores de crecimiento similares a los observados antes de las defoliaciones. Las reducciones de crecimiento aparecieron en todos los sitios de estudio, y coincidieron con periodos de defoliaciones generalizadas según datos observacionales (1978-1985, 1990-1992, 1995-1996). Los años con sucesivas defoliaciones normalmente no coincidieron con años secos, estos resultados sugieren que los descensos en el crecimiento podrían ser atribuidos a las defoliaciones debidas a brotes de procesionaria de pino.

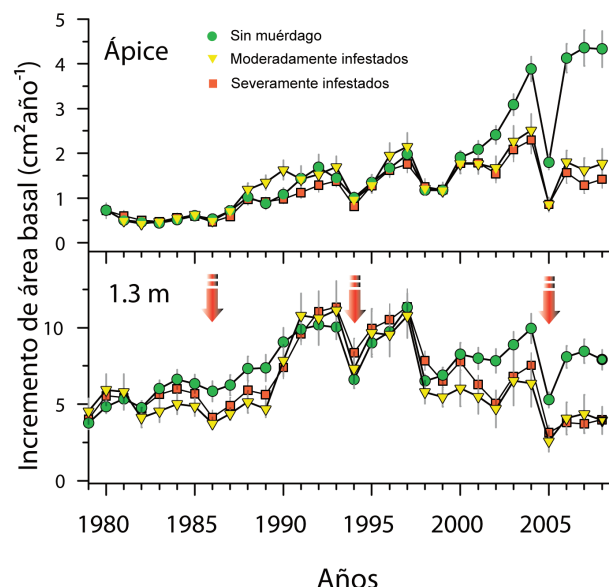
### Tendencias en el crecimiento radial en relación a diferentes patógenos de raíz

Encontramos un diámetro mayor de los árboles de *Abies alba* no decaídos que de los decaídos en el Paco Ezpela (Tabla 2). Los hongos patógenos fueron detectados tanto en el bosque históricamente gestionado (Paco Ezpela) como en el bien conservado (Cotatuero). Sin embargo, los porcentajes de infestación de abetos por hongos patógenos de raíces fueron bajos. El hongo patógeno secundario *A. chailletii* apareció en 8 de los árboles decaídos (11% del total; 3 árboles en Cotatuero y 5 en Paco Ezpela), mientras que el hongo patógeno primario *Heterobasidion annosum* sólo fue identificado en 4 árboles (5% del total; 3 árboles en Cotatuero y 1 en Paco Ezpela).

En el caso del sitio mejor conservado, los árboles con presencia de hongos del género *Heterobasidion* mostraron valores de IAB superiores a los árboles no decaídos entre 1970 y 1995, e inferiores desde 2008 (Fig. 4). Los árboles con presencia del hongo secundario *A. chailletii* mostraron similares valores de IAB que los árboles sin síntomas de decaimiento con valores más bajos desde 2005. Por otro lado, los árboles decaídos mostraron valores de crecimiento inferiores a los no decaídos desde 1986, cuando una sequía severa afectó a los abetares pirenaicos (Camarero et al. 2011). En el sitio muy talado en el pasado (Paco Ezpela), los árboles con el hongo *A. chailletii* mostraron similares tendencias de IAB que los árboles no decaídos. Además, los árboles con presencia de *Heterobasidion* y los árboles decaídos mostraron una pérdida similar en IAB desde la sequía de 1985-1986 (Fig. 4).

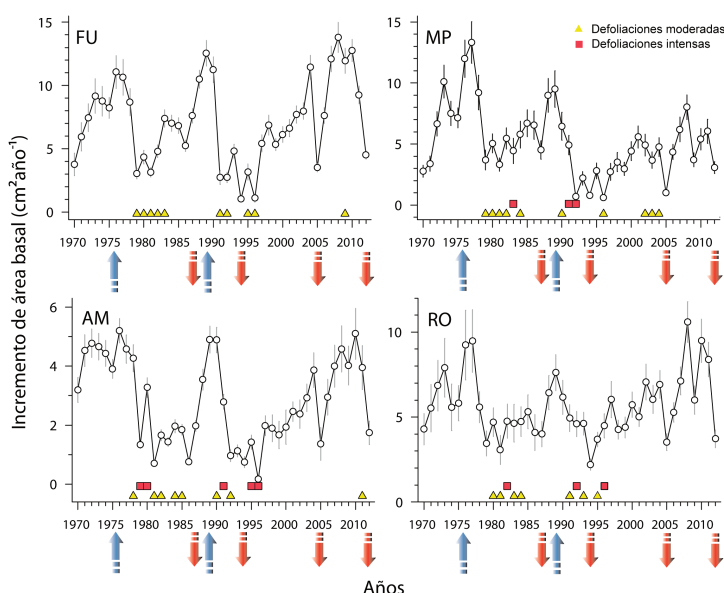
### Patrones de crecimiento radial en árboles infestados por escolítidos

Los árboles de *Pinus halepensis* sin ataques recientes de escolítidos mostraron un diámetro superior a los árboles infestados por *Orthotomicus*. Los árboles muertos que presentaban abundantes ataques de insectos perforadores de los géneros *Tomicus* y *Orthotomicus* y los árboles no infestados por estos insectos mostraron patrones de crecimiento similares exceptuando la fase inicial juvenil cuando los árboles no infestados crecieron más (Fig. 5). Solamente observamos valores inferiores de IAB en el caso de los árboles infestados por escolítidos (*Tomicus* y *Orthotomicus*) dos años antes



**Figura 2.** Tendencias en el crecimiento radial (incremento de área basal, medias  $\pm$  ES) en individuos de *Pinus sylvestris* con diferente abundancia de muérdago (árboles sin muérdago, círculos verdes,  $n=20$ ; árboles moderadamente infestados, triángulos amarillos,  $n=10$ ; árboles severamente infestados, cuadrados rojos,  $n=10$ ). Se comparan las tendencias para muestras tomadas en el ápice del árbol (en la copa) o a 1.3 m. Las flechas rojas hacia abajo indican años de sequías severas (1986, 1994 y 2005).

**Figure 2.** Growth trends (basal area increment, average  $\pm$  SE) in trees of *Pinus sylvestris* with different mistletoe abundance (trees without mistletoe, green circles,  $n=20$ ; trees moderately infested, yellow triangles,  $n=10$ ; trees severely infested, red squares,  $n=10$ ). We compare trends for samples taken at the apex (in the tree crown) or at 1.3 m. Red down arrows indicate three years characterized by severe droughts (1986, 1994 and 2005).



**Figura 3.** Pérdidas de crecimiento radial de árboles de *Pinus nigra* en respuesta a defoliaciones moderadas (triángulos amarillos) o intensas (cuadrados rojos) de procesionaria en cuatro sitios de estudio próximos a Mora de Rubielos, Teruel, E de España (FU, MP, AM y RO). Las flechas rojas hacia abajo o azules hacia arriba indican años secos o húmedos, respectivamente.

**Figure 3.** Growth loss of *Pinus nigra* in response to moderate (yellow triangles) or intense (red squares) defoliations by the pine processionary moth in four study sites located near Mora de Rubielos, Teruel, eastern Spain (FU, MP, AM and RO). Red down arrow or blue up show dry years or wet, respectively.

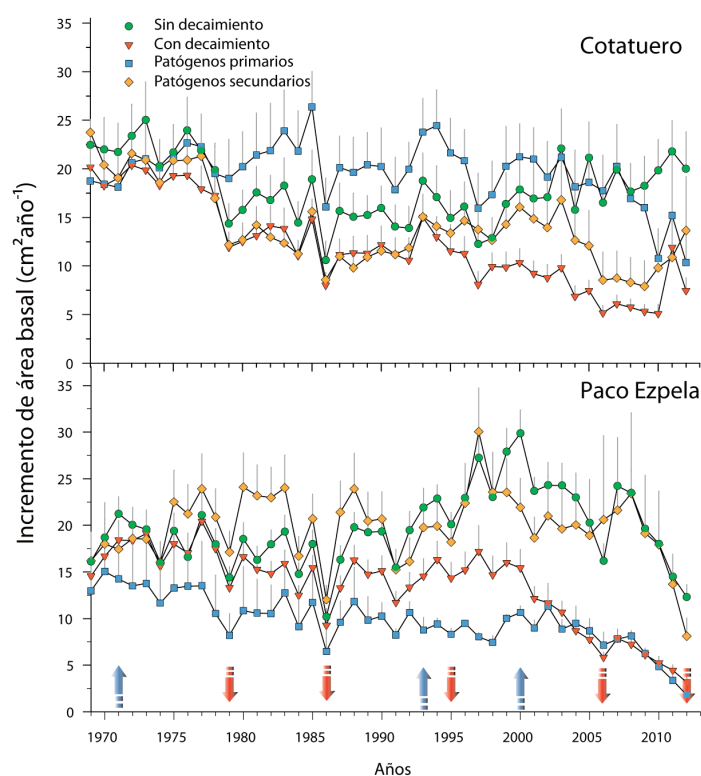
de la muerte del árbol (2012). La respuesta a sequías severas de las últimas décadas fue similar en los distintos tipos de árboles. En el caso de los árboles muertos pero no infestados por escolítidos se observó un crecimiento inferior desde el año 2000, mucho más acentuado tras la sequía de 2005. Además los valores de IAB de estos árboles muertos fueron superiores al resto de árboles en los años húmedos, es decir con condiciones climáticas óptimas para el crecimiento (p. ej. 1988 y 1997).

## Discusión

Evidenciamos el papel desempeñado por cada uno de los agentes bióticos de estrés estudiados en distintos fenómenos de decaimiento del bosque en los que la sequía desencadenó la pérdida de vigor de los árboles. La información retrospectiva proporcionada por los anillos de crecimiento permite identificar diferentes efectos en el crecimiento radial en función de la especie de árbol afectada, el sitio de estudio, sus condiciones locales (clima, altitud, perturbaciones pasadas), y el factor biótico de estrés, confirmando el carácter altamente complejo de estos procesos.

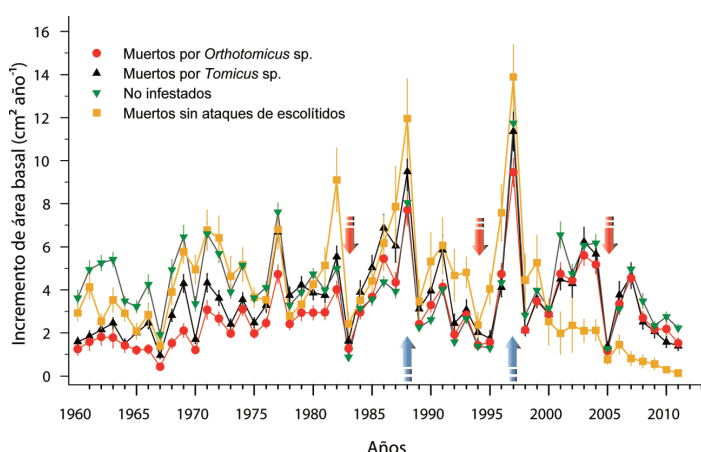
Las pérdidas de crecimiento en árboles de *Pinus sylvestris* fuertemente infestados por muérdago fueron mayores tras años secos y en el ápice (Fig. 2), donde los carbohidratos sintetizados en las acículas deben recorrer un trayecto más corto para convertirse en madera, comparado con zonas basales del tronco (Dietze et al. 2014). Las poblaciones de muérdago se encuentran en mayor proporción en la zona apical con una mayor luminosidad que en otras partes del árbol (Zuber 2004), por lo que es esperable que sus efectos negativos sobre el crecimiento sean más importantes en esta zona (Sangüesa-Barreda et al. 2012, 2013). Además, la infestación por muérdago también propició la defoliación, que suele ser muy notable en el ápice. También detectamos que el grado de infestación está ligado a la edad del árbol, lo que sugiere que una mayor longevidad aumenta la probabilidad de establecimiento del muérdago, cuya dinámica poblacional puede ser rápida (2-3 décadas).

Los periodos con sucesivas defoliaciones de procesionaria en individuos de *Pinus nigra* estuvieron relacionados con disminuciones en la frondosidad y consecuentes reducciones en el crecimiento (Fig. 3). Estas reducciones fueron reversibles, ya que entre dos y cuatro años después se recuperaron los valores de crecimiento previos a las defoliaciones. Aunque las reducciones en el crecimiento y el periodo de recuperación fueron muy dependientes de las características locales de cada sitio. Nuestros resultados indican que defoliaciones repetidas inducen pérdidas a medio plazo en la frondosidad de la copa y en la producción de madera, aunque no implican la muerte del árbol, tal y como ha sido observado en revisiones recientes (Jacquet et al. 2012). Finalmente, los árboles afectados por defoliaciones de procesionaria fueron capaces de recuperar los valores de crecimiento previos a las defoliaciones. Esta recuperación posterior a las defoliaciones ha sido observada por otros estudios en términos de crecimiento (Linares et al. 2014) y disponibilidad de carbohidratos no estructurales (Palacio et al. 2012). Tras la sequía severa de 1985-1986 todos los individuos de *Abies alba* mostraron una fuerte reducción del crecimiento, independientemente de la presencia o del tipo de hongo patógeno de raíz (Fig. 4). En el caso de los árboles con síntomas de decaimiento y sin presencia de patógenos de raíz la divergencia con respecto a los árboles asintomáticos fue notable a partir de esa sequía severa, por lo que este evento parece ser el factor desencadenante del decaimiento (Camarero et al. 2011; Linares y Camarero 2012). En general, encontramos un bajo porcentaje de árboles infestados por hongos patógenos de raíz en los dos sitios. Principalmente, detectamos el patógeno primario *H. annosum* que infesta y eventualmente puede matar árboles vigorosos (Korhonen y Stenlid 1998), y patógenos secundarios o hongos oportunistas (*A. chailletii*) que normalmente atacan árboles ya debilitados (Slippers et al. 2003). Estos resultados nos indican que las especies patógenas de hongos presentes en algunos de los abetos decaídos no son la causa principal del decaimiento, tal como se ha indicado (Oliva y Colinas 2007; Sangüesa-Barreda et al. 2015).



**Figura 4.** Crecimiento radial de *Abies alba* asintomáticos y sintomáticos (defoliación) frente a individuos con presencia de hongos patógenos primarios (*Heterobasidion* sp.) y secundarios (*Amylostereum chailletii*). Se comparan dos abetares con historias de uso muy distintas: Cotatuero, sitio conservado y sin gestión en los últimos 50 años; Paco Ezpela, sitio con uso intenso en las últimas décadas (talas). Las flechas rojas hacia abajo o azules hacia arriba indican años secos o húmedos, respectivamente.

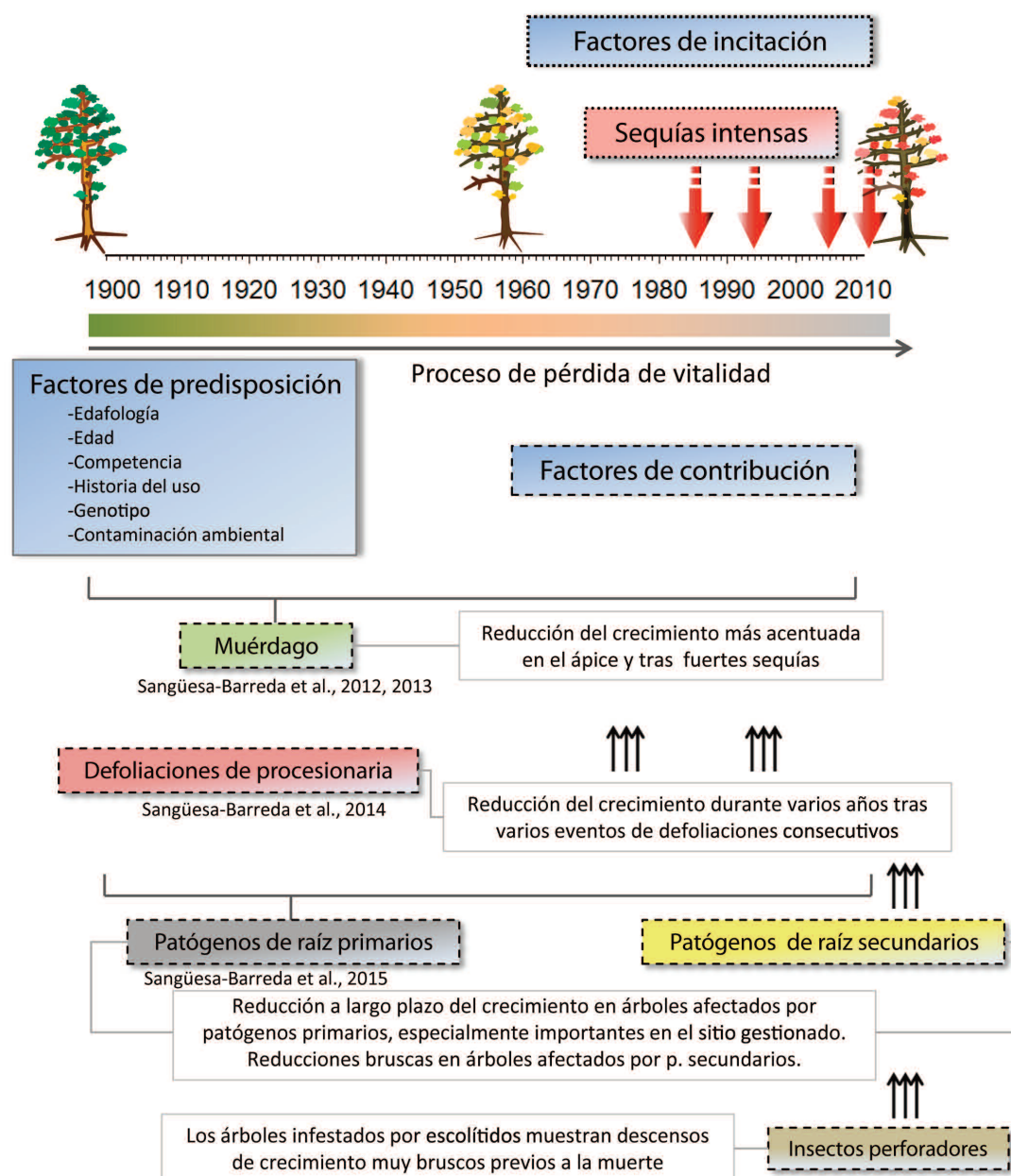
**Figure 4.** Radial growth of asymptomatic and symptomatic (defoliated) *Abies alba* trees and trees where primary (*Heterobasidion* sp.) and secondary fungal pathogens (*Amylostereum chailletii*) were detected. We compare two silver fir forests with a different land history use: Cotatuero, undisturbed site not managed during the last 50 years; Paco Ezpela, disturbed site logged in the past. Red down arrow or blue up show dry years or wet, respectively.



**Figura 5.** Patrones de crecimiento de *Pinus halepensis* no infestados (triángulo verde) y árboles muertos sin ataques de escolítidos (cuadrados naranjas) frente a individuos muertos que presentaban abundantes galerías debidas a ataques de insectos perforadores de los géneros *Tomicus* sp. (triángulos negros) y *Orthotomicus* sp. (círculos rojos). Las flechas rojas hacia abajo o azules hacia arriba indican años secos o húmedos, respectivamente.

**Figure 5.** Growth patterns of non-infested *Pinus halepensis* trees (green triangles) and dead trees without attacks of bark beetles (orange squares) and dead trees showing many galleries produced by recent attacks of bark beetles of the genus *Tomicus* (black triangles) and *Orthotomicus* (red circles). Red down arrow or blue up show dry years or wet, respectively.





**Figura 6.** Esquema del papel e implicaciones en término de pérdida de vigor y declive en el crecimiento en los procesos de decaimiento estudiados y relacionados con sequías en los que intervienen distintos factores bióticos (se citan las publicaciones correspondientes a cada ejemplo ilustrado en este trabajo y citado en el esquema). Se han considerado distintos factores de predisposición, incitación (sequías) y contribución (factores bióticos) siguiendo el modelo conceptual de decaimiento propuesto por Manion (1991).

**Figure 6.** Scheme showing the roles and implications in growth loss and decline in the studied dieback processes of different biotic factors as related to drought trees (publications corresponding to each study case are cited). We have considered predisposing, inciting (droughts) and contributing (biotic factors) factors following the conceptual model of dieback proposed by Manion (1991).

Además, los patrones de crecimiento de los árboles infestados fueron distintos en función del sitio de estudio. En el caso del sitio gestionado (Paco Ezpela) las diferencias entre los árboles decaídos sin patógenos y los no decaídos son superiores a las observadas en el sitio mejor conservado (Cotatuero). Esto podría deberse a la selección negativa de árboles durante las cortas pasadas que fueron frecuentes en la década de 1950-1959 en Paco Ezpela (Camarero et al. 2011; Sangüesa-Barreda et al. 2015), ya que el método de corta seleccionaba árboles de mayor tamaño y mejor crecimiento, promoviendo la persistencia de los árboles más pequeños y de menor tasa de crecimiento que podrían ser ahora los más vulnerables bajo las nuevas condiciones de sequía. Nuestros resultados concuerdan con esta hipótesis ya que los árboles con decaimiento mostraron diámetros inferiores a los árboles asintomáticos (Tabla 2). Finalmente, encontramos diferentes patrones de crecimiento en función de la especie de hongo patógeno presente y del sitio de estudio. En el caso del sitio no gestionado (Co-

tatuero) los árboles infestados por *H. annosum* mostraron una reducción de crecimiento en los últimos tres años, mientras que los árboles con patógenos secundarios presentaron valores de crecimiento bajos a partir de la sequía del 2005. Estos patrones nos indican que la infestación por hongos patógenos primarios podría ser reciente y sus efectos sobre el crecimiento radial solamente perceptibles en los últimos años. En el caso de los árboles afectados por hongos patógenos secundarios el estrés climático debido a la sequía del 2005 podría haber facilitado su infestación, aunque esta hipótesis debería ser contrastada evaluando los patrones de crecimiento de un mayor número de árboles infestados. En el sitio antiguamente talado (Paco Ezpela) se observa un fuerte descenso del crecimiento de los árboles con hongos patógenos primarios lo que indica un proceso de infestación más antiguo e intenso. Sin embargo, los árboles con hongos patógenos secundarios muestran similares valores de crecimiento a los no decaídos excepto durante la sequía del año 2012 cuando los árboles infestados

muestran una brusca caída de IAB. Dado que el número de árboles infestados por patógenos fue muy bajo sería conveniente aumentar el tamaño muestral en dicho grupo para obtener conclusiones más robustas.

Los patrones de crecimiento de los árboles de *Pinus halepensis* muertos e infestados por insectos perforadores de los géneros *Orthotomicus* y *Tomicus* no difirieron de los mostrados por árboles vivos no infestados. Solamente en los últimos dos años previos a la muerte observamos un descenso en el crecimiento de los árboles muertos e infestados por insectos perforadores (Fig. 5). Estas tendencias sugieren una muerte rápida en términos de declive de crecimiento quizás acelerada por la acción de los perforadores y por la influencia de la sequía y las elevadas temperaturas del año 2012 (Camarero et al. 2015). Este patrón ha sido observado por otros estudios que han relacionado positivamente el incremento de árboles muertos por insectos perforadores y el incremento de estrés por sequías (Dobbertin et al. 2007). Además, observamos en el caso de los árboles muertos sin insectos perforadores una disminución progresiva de crecimiento a partir del año 2000, lo que sugiere cierta “memoria” o respuesta acumulativa en cuanto al declive del crecimiento en reacción a sequías severas y frecuentes (p. ej. las observadas en 1983, 1994-1995 y 2005). Nuestros resultados indican que los árboles infestados por insectos perforadores en años con sucesivas sequías son incapaces de hacer frente a los ataques activando sistemas defensivos como la producción de resina lo que conlleva la rápida muerte del árbol.

Nuestros resultados tienen implicaciones notables ya que modifican el modelo conceptual clásico de decaimiento del bosque propuesto por Manion (1991) en el cual se asigna a los agentes bióticos un papel de contribución en la fase final de pérdida de vigor. Sin embargo, este trabajo indica que el papel desempeñado por los organismos generadores de estrés varía según la especie de árbol y su interacción con las condiciones locales incluidas las sequías (Fig. 6). En este sentido el muérdago y los hongos patógenos de raíz primarios podrían actuar como “factores de predisposición”, según el modelo de Manion (1991), reduciendo progresivamente y a largo plazo la vitalidad y el crecimiento de los árboles afectados antes de que un “factor de inducción” como la sequía desencadene el decaimiento. Esta idea está de acuerdo con otros estudios que asignan al muérdago un factor de predisposición, particularmente importante en sitios secos (Dobbertin y Rigling 2006).

En un escenario climático futuro más seco y cálido en la cuenca mediterránea, se esperan cambios en los ciclos biológicos de estas especies que generan estrés en los árboles lo que podría ocasionar una mayor incidencia y extensión de sus efectos negativos sobre el crecimiento y vigor de los bosques afectados (Sturrock et al. 2011). Además la gran mayoría de los modelos de distribución climáticos prevén una alteración del área potencial de las especies huésped de árboles como respuesta al calentamiento global (por ejemplo Rehfeldt et al. 2009). En este caso, los factores bióticos podrían contribuir a modificar o reducir el área de distribución de las especies de árboles. Nuestros resultados indican que esta incidencia será mayor en condiciones sub-óptimas para el crecimiento caracterizadas por sequías recurrentes, afectando la persistencia de bosques muy afectados. Las medidas de gestión frente a enfermedades forestales en un contexto de cambio global sugieren actuar según cuatro componentes: monitorización de la salud actual de los bosques, previsión de los agentes de estrés futuros, planificación de estrategias de sanidad forestal adecuadas y mitigación para minimizar los impactos (Sturrock et al. 2011). Estos componentes deben adaptarse a condiciones futuras de mayor estrés climático como el ejercido por las sequías. Este trabajo pone de manifiesto la necesidad de estudios a largo plazo para conocer los mecanismos por los cuales los agentes bióticos pueden aumentar la vulnerabilidad de los árboles interaccionando con las sequías y propiciando la aparición de nuevos eventos de decaimiento del bosque.

## Agradecimientos

Este estudio ha sido financiado por los proyectos CGL2007-66066-C04-02/BOS, CGL2008-04847-C02-01, CGL2011-26654 (MINECO), 387/2011 (Organismo Autónomo de Parques Nacionales) y PROCLIM (La Caixa-Gobierno de Aragón). Agradecemos la revisión realizada por dos revisores anónimos de una versión previa del texto. También queremos agradecer la ayuda prestada por todos los miembros del Laboratorio de Sanidad Forestal de Mora de Rubielos (Gobierno de Aragón), a todo el personal del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, al servicio de parques y jardines del Ayuntamiento de Zaragoza (Montserrat Hernández y José Bellosta), y a todos los APNs que nos han ayudado en las numerosas jornadas de campo. Finalmente, agradecemos a nuestros compañeros del IPE (CSIC) J.D. Galván y A.Q. Alla por su ayuda en los muestreos y la discusión de las ideas presentadas.

## Referencias

- Adams, H.D., Guardiola-Claramonte, M., Barron-Gafford, G.A., Villegas, J.C., Breshears, D.D., Zou, C.B., Troch, P.A., Huxman, T.E. 2009. Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 7063–7066.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. et al. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259: 660–684.
- Ayres, M.P., Lombardero, M.J. 2000. Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Science of The Total Environment* 262: 263–286.
- Bentz, B.J., Régnière, J., Fettig, C.J., Hansen, E.M., Hayes, J.L., Hicke, J.A., Kelsey, R.G., Negrón, J.F., Seybold, S.J. 2010. Climate change and bark beetles of the Western United States and Canada: Direct and indirect effects. *BioScience* 60: 602–613.
- Bonan, G.B. 2008. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320: 1444–1449.
- Cailleret, M., Nourtier, M., Amm, A., Durand-Gillmann, M., Davi, H. 2014. Drought-induced decline and mortality of silver fir differ among three sites in Southern France. *Annals of Forest Science* 71: 643–657.
- Camarero, J.J., Bigler, C., Linares, J.C., Gil-Pelegrín, E. 2011. Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management* 262: 759–769.
- Camarero, J.J., Gazol, A., Sangüesa-Barreda, G., Oliva, J., Vicente-Serrano, S.M. 2015. To die or not to die: early warnings of tree dieback in response to a severe drought. *Journal of Ecology* 103: 44–57.
- Dietze, M.C., Sala, A., Carbone, M.S., Czimczik, C.I., Mantooth, J.A., Richardson, A.D., Vargas, R. 2014. Nonstructural carbon in woody plants. *Annual Review of Plant Biology* 65: 667–687.
- Dobbertin, M. 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research* 124: 319–333.
- Dobbertin, M., Rigling, A. 2006. Pine mistletoe (*Viscum album* ssp. *austriacum*) contributes to Scots pine (*Pinus sylvestris*) mortality in the Rhone valley of Switzerland. *Forest Pathology* 36: 309–322.
- Dobbertin, M., Wermelinger, B., Bigler, C., Bürgi, M., Carron, M., Forster, B., Gimmi, U., Rigling, A. 2007. Linking increasing drought stress to Scots pine mortality and bark beetle infestations. *The Scientific World Journal* 7: 231–239.
- Fritts, H.C. 2001. *Tree Rings and Climate*. Blackburn Press, Caldwell.
- Hawksworth, F.G. 1977. The 6-Class Dwarf Mistletoe Rating System. General Technical Report RM-48. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station.
- Hódar, J.A., Castro, J., Zamora, R. 2003. Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conservation* 110: 123–129.
- Holmes, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43: 68–78.



- Jacquet, J.S., Orazio, C., Jactel, H. 2012. Defoliation by processionary moth significantly reduces tree growth: a quantitative review. *Annals of Forest Science*, 69: 857–866.
- Korhonen, K., Stenlid, J. 1998. Biology of *Heterobasidion annosum*. In: Woodward S, Stenlid J, Karjalainen R, Hüttermann A eds. *Heterobasidion annosum: Biology, Ecology, Impact and Control*, Wallingford, UK: CAB International, 43–70.
- Linares, J.C., Camarero, J.J. 2012. Growth patterns and sensitivity to climate predict silver fir decline in the Spanish Pyrenees. *European Journal of Forest Research* 131: 1001–1012.
- Linares, J.C., Camarero, J.J., Bowker, M.A., Ochoa, V., Carreira, J.A. 2010. Stand-structural effects on *Heterobasidion abietinum*-related mortality following drought events in *Abies pinsapo*. *Oecologia* 164: 1107–1119.
- Linares, J.C., Senhadji, K., Herrero, A., Hódar, J.A. 2014. Growth patterns at the southern range edge of Scots pine: Disentangling the effects of drought and defoliation by the pine processionary caterpillar. *Forest Ecology and Management* 315, 129–137.
- Manion, P.D. 1991. *Tree Disease Concepts*. Prentice-Hall. Englewood Cliffs, NJ, Estados Unidos.
- Montoya, R., Hernández, R. 1998. La procesionaria del pino, en: Plagas de Insectos en las Masas Forestales Españolas. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid, pp. 67–84.
- Muñoz, C., Pérez, V., Cobos, P., Hernández, R., Sánchez, G. 2011. *Sanidad Forestal. Guía en imágenes de plagas, enfermedades y otros agentes presentes en los bosques*. Mundi Prensa y Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. España.
- Oliva, J., Colinas, C. 2007. Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. *Forest Ecology and Management* 252: 84–97.
- Oliva, J., Colinas, C. 2010. Epidemiology of *Heterobasidion abietinum* and *Viscum album* on silver fir (*Abies alba*) stands of the Pyrenees. *Forest Pathology* 40:19–32.
- Oliva, J., Stenlid, J., Martínez-Vilalta, J. 2014. The effect of fungal pathogens on the water and carbon economy of trees: implications for drought-induced mortality. *New Phytologist* 203: 1028–1035.
- Palacio, S., Hernández, R., Maestro-Martínez, M., Camarero, J.J. 2012. Fast replenishment of initial carbon stores after defoliation by the pine processionary moth and its relationship to the re-growth ability of trees. *Trees* 26: 1627–1640.
- Rehfeldt, G.E., Ferguson, D.E., Crookston, N.L. 2009. Aspen, climate, and sudden decline in western USA. *Forest Ecology and Management* 258: 2353–2364.
- Schomaker, M.E., Zarnoch, S.J., Bechtold, W.A., Latelle, D.J., Burkman, W.G., Cox, S.M. 2007. *Crown-Condition Classification: A Guide to Data Collection and Analysis*. Gen. Tech. Rep. SRS-102. Forest Service, Southern Research Station. U.S. Department of Agriculture. Asheville, NC, Estados Unidos.
- Sangüesa-Barreda, G., Linares, J.C., Camarero, J.J. 2012. Mistletoe effects on Scots pine decline following drought events: insights from within-tree spatial patterns, growth and carbohydrates. *Tree Physiology* 32: 585–598.
- Sangüesa-Barreda, G., Linares, J.C., Camarero, J.J. 2013. Drought and mistletoe reduce growth and water-use efficiency of Scots pine. *Forest Ecology and Management* 296: 64–73.
- Sangüesa-Barreda, G., Camarero, J.J., García-Martín, A., Hernández, R., de la Riva J. 2014. Remote-sensing and tree-ring based characterization of forest defoliation and growth loss due to the Mediterranean pine processionary moth. *Forest Ecology and Management* 320: 171–181.
- Sangüesa-Barreda, G., Camarero, J.J., Oliva, J., Montes, F., Gazol, A. 2015. Past logging, drought and pathogens interact and contribute to forest dieback. *Agricultural and Forest Meteorology* 208: 85–94.
- Slippers, B., Coutinho, T.A., Wingfield, B.D., Wingfield, M.J. 2003. A review of the genus *Amylostereum* and its association with woodwasps. *South African Journal of Science* 99: 70–74.
- Sturrock, R.N., Frankel, S.J., Brown, A.V., Hennon, P.E., Kliejunas, J.T., Lewis, K.J., Worrall, J.J., Woods, A.J. 2011. Climate change and forest diseases. *Plant Pathology* 60: 133–149.
- Zuber, D. 2004. Biological flora of Central Europe: *Viscum album* L. *Flora* 199: 181–203.